

LES PRINCIPAUX STADES  
DE DEVELOPPEMENT SIGNIFICATIFS  
EN ECOLOGIE ET EN GENETIQUE  
DES POPULATIONS DES AMPHIBIENS ANOURES

par Alain DUBOIS

*Laboratoire de Zoologie de l'Ecole Normale Supérieure, Paris \**

Le développement des Amphibiens Anoures est long et complexe. Cinq périodes principales peuvent y être distinguées : 1) un stade œuf ; 2) une période embryonnaire ; 3) une période larvaire ; 4) une période postérieure à la métamorphose et antérieure à la maturité sexuelle ; 5) une période adulte. Chez une grande partie des Anoures, les trois premières périodes se déroulent dans l'eau et les deux autres dans l'air.

Les travaux qui portent sur la structure et le fonctionnement écologiques et génétiques des populations de ces animaux se trouvent confrontés aux problèmes posés par la présence simultanée, dans une même population, de ces divers stades de développement. Ceux-ci n'ont pas la même signification ni la même fonction écologique ou génétique, et il importe donc de pouvoir les distinguer, désigner et éventuellement dénombrer. Etant donnée l'importance des effectifs sur lesquels portent souvent ces travaux, ainsi que la nécessité qui existe parfois d'examiner les animaux sur le terrain puis de les relâcher, il est souhaitable de disposer de critères simples et d'emploi rapide de différenciation des stades. Il est important d'autre part de pouvoir séparer les stades, même brefs, qui occupent une place distincte dans le cycle biologique de l'espèce, mais en revanche il est inutile, pour de tels travaux, de raffiner l'analyse et de multiplier les subdivisions au sein de périodes où les animaux occupent sensiblement la même place dans la structure de la population et y jouent sensiblement le même rôle.

Dans une telle perspective, il est clair que les fines subdivisions de la vie embryonnaire et larvaire des Anoures, telles qu'elles

---

(\*) 46, rue d'Ulm, 75230 Paris, Cedex 05.

figurent dans les tables de développement mises au point par les embryologistes, sont non seulement d'un emploi difficile mais encore souvent superflues. Pour la plupart des travaux de biologie des populations, un découpage plus simple nous paraît suffisant — ce qui n'exclut bien entendu pas, si nécessaire, le recours aux stades plus précis des tables de développement. L'absence d'un tel découpage et d'une nomenclature généralement acceptée rend parfois difficiles les comparaisons entre travaux différents. Dans des travaux précédents (Dubois, 1968, 1974, 1976 ; Dubois et Vachard, 1971 a, 1971 b ; Dubois et Fischer, 1975 ; travaux inédits), nous avons été amené à considérer un certain nombre de stades, qui nous paraissent à la fois les plus significatifs et relativement aisés à reconnaître sur le terrain ; c'est l'ensemble de ces stades, pour lesquels nous proposons une nomenclature simple, que nous allons brièvement décrire ci-dessous.

La première distinction fondamentale est celle entre les *œufs* et les *embryons*. Dans les travaux de terrain, il est toujours difficile et généralement impossible de juger si les œufs ont été fécondés autrement qu'en constatant l'existence d'un développement embryonnaire ; le taux de fécondation est ainsi généralement estimé par le rapport du nombre d'œufs embryonnés au nombre total d'œufs. En revanche, et sauf cas particulier, il ne semble guère nécessaire, pour les travaux de biologie des populations, de subdiviser le stade embryon.

L'apparition des *têtards à branchies externes* marque l'éclosion, deuxième événement majeur après la fécondation pour l'écologiste. A ce stade très bref mais bien individualisé et important fait suite la période du *têtard à branchies internes*, qu'il nous paraît suffisant de diviser en trois phases distinctes : *têtard sans pattes* ; *têtard à pattes postérieures* ; *têtard à quatre pattes*. Les deux premières phases représentent la majeure partie de la vie du têtard et permettent de subdiviser celle-ci en deux. Dans la plupart des cas, l'attribution d'un têtard à l'une de ces deux catégories est très facile, même sur le terrain et à l'œil nu. Le moment du passage de l'une à l'autre doit être fixé par une décision arbitraire, puisque les pattes postérieures se forment progressivement, et nous proposons de considérer que le stade « deux pattes » est atteint lorsque la palette de la patte postérieure est bien formée et découpée en orteils distincts, soit approximativement les stades 35 à 37 de la table de développement de Gosner (1960).

Le stade du têtard à quatre pattes (dans lequel il faut souvent inclure en réalité une très brève période à trois pattes, quand une seule des deux pattes antérieures est sortie) précède juste la métamorphose. L'animal ne se nourrit plus, il est souvent à la frontière entre les milieux aquatique et terrestre, et ce stade, bien que bref, correspond à une situation écologique bien particulière et doit donc être distingué.

Nous arrivons alors à la deuxième partie principale de la vie des Anoures, qui se déroule, chez beaucoup d'espèces, hors de l'eau. Contrairement à celle des embryons et des têtards, la croissance des Anoures après la métamorphose est difficile à diviser en stades nets, marqués par l'apparition ou la disparition de tel ou tel organe, de telle ou telle structure. Il s'agit d'une croissance de type continu, dans laquelle le seul événement majeur est l'apparition de la maturité sexuelle, souvent, en climat tempéré du moins, une ou plusieurs années après la métamorphose. C'est pourquoi dans la plupart des travaux ne sont distinguées que deux périodes principales après la métamorphose : une période précédant la maturité sexuelle, pendant laquelle les animaux sont désignés, selon les auteurs, comme « jeunes », « juvéniles », « immatures » ou parfois « subadultes » ; et une période « adulte ».

En théorie il serait extrêmement souhaitable, notamment pour les travaux de dynamique des populations, de pouvoir connaître l'âge des animaux après la métamorphose. Il existe des techniques telles que l'étude des marques squelettiques de croissance, qui permettent, dans certains cas, d'obtenir des informations à ce sujet, mais elles ne sont pas utilisables sur le terrain et exigent au laboratoire des travaux trop longs pour pouvoir être appliquées aisément à des centaines, voire des milliers d'animaux. Les mesures de longueur ou de poids sont aussi très longues à effectuer sur le terrain sur des animaux nombreux. De plus, les mesures de longueur sur les Anoures vivants sont d'une imprécision extrême et celles de poids sont d'un emploi délicat car le poids des animaux dépend largement de leur état nutritionnel et physiologique (femelles avant et après la ponte par exemple). Enfin la taille et le poids ne sont des indicateurs que très imprécis de l'âge des Anoures, des exemplaires du même âge pouvant avoir dans certains cas, comme on peut le constater en élevage (surtout pour les animaux jeunes) une taille qui varie du simple au double.

Il est indéniable que pour certaines études de dynamique des populations par exemple il pourra être très utile de connaître l'âge au moins approximatif des animaux et que les techniques évoquées ci-dessus, ou des techniques de marquage, devront être mises en œuvre. Mais en réalité, dans un grand nombre de travaux, l'emploi de techniques aussi lourdes n'est pas justifié et il importe surtout de pouvoir distinguer les stades de développement qui occupent des places et jouent des rôles différents dans le fonctionnement écologique et génétique des populations.

Le premier de ces stades est celui qui fait immédiatement suite à la métamorphose. Il s'agit, du point de vue écologique, d'un stade particulièrement bien individualisé. Dans de nombreuses espèces d'Anoures, les animaux qui viennent de se métamorphoser restent pendant plusieurs jours ou semaines au bord du plan d'eau dont ils sont sortis. Ils sont alors souvent extrêmement grégaires et ont

parfois un comportement très différent de celui des animaux plus âgés : ainsi chez certaines espèces les jeunes qui viennent de se métamorphoser sont actifs de jour alors que les individus plus âgés sont principalement nocturnes. Il est certain que dans certaines espèces du moins la mortalité qui accompagne le début de la vie terrestre, par suite des remaniements physiologiques et éthologiques qu'elle implique (comportant notamment la mise en place du comportement prédateur) et de la forte pression de prédation qui pèse sur ces rassemblements massifs de petits animaux, constitue une part importante et peut-être la part majeure de la mortalité après la métamorphose. A la fin de cette période, les animaux, en nombre bien plus réduit, effectuent souvent des migrations importantes, ils deviennent généralement solitaires et leur situation et leur rôle dans la population et dans l'écosystème sont donc radicalement modifiés.

Pour celui qui s'intéresse à la structure et au fonctionnement des populations, il est donc très important de séparer comme un stade à part cette brève période qui suit la métamorphose, et on peut regretter que cette distinction fasse défaut dans certains travaux : il n'existe pas même de terme pour désigner les Amphibiens qui viennent de se métamorphoser. Rostand (1955) a proposé d'employer le terme d'*imago*, emprunté à l'entomologie, pour désigner les Amphibiens après la métamorphose. Rostand ne précise pas s'il limite l'emploi de ce terme à la période que nous venons de définir et qui suit juste la métamorphose, ou s'il l'étend à l'ensemble de la vie après la métamorphose. Toutefois il emploie, pour désigner les animaux ayant atteint la maturité sexuelle, le terme d'adulte, et dans son texte le terme d'*imago* n'est utilisé que pour désigner les tout jeunes animaux. Nous proposons de retenir le terme d'*imago* mais d'en réserver l'emploi aux jeunes animaux qui viennent de se métamorphoser et qui n'ont pas encore sensiblement grandi ni migré, pour les espèces chez lesquelles une telle migration existe, hors de leur site de métamorphose ; pour les espèces dont tout le cycle vital se déroule au même endroit, la fin du stade *imago* pourrait être marquée par le premier événement écologique important, par exemple la première hibernation ou la première estivation. Il faut souligner que le terme d'*imago* n'a pas ici le même sens que chez les Insectes à métamorphoses complètes, chez lesquels il désigne à la fois les animaux qui viennent de subir leur dernière métamorphose et les adultes, puisque chez les Insectes la maturité sexuelle est acquise dès cette métamorphose. Cette remarque faite, rien n'interdit l'emploi du terme, avec son sens plus restreint, chez les Anoures, ce qui évite la création d'un nouveau terme.

La période de croissance entre le stade *imago* et l'acquisition de la maturité sexuelle dure, selon les espèces, de quelques mois à plusieurs années. Elle est difficile à subdiviser sur la foi des

seuls caractères de la morphologie externe accessible à l'observation sur le terrain, et les animaux peuvent y être globalement désignés comme *juvéniles*. Dans quelques cas, et lorsque les dissections peuvent être effectuées, il peut être utile de distinguer les animaux dont les gonades et tractus génitaux sont encore très petits (juvéniles proprement dits) et ceux dont les gonades et tractus génitaux sont en phase de croissance, mais dont la longueur corporelle est inférieure à celle des plus petits adultes du même sexe (*subadultes*). La phase subadulte est d'ailleurs en général très brève et il n'est donc pas grave, quand c'est impossible ou difficile, de la distinguer de la période juvénile.

Les stades imago, juvénile et subadulte, qui suivent la métamorphose et précèdent la maturité sexuelle, peuvent enfin être regroupés dans une catégorie plus générale de *jeunes*, par opposition à celle des adultes.

Les *adultes*, enfin, doivent être subdivisés, non plus cette fois en fonction de stades de développement, mais du sexe et de l'état physiologique : il faudra distinguer les adultes *reproducteurs* et *non-reproducteurs*. Chez les espèces où les mâles manifestent, au moment de la reproduction, des caractères sexuels secondaires particuliers ou émettent, à ce moment seulement, un chant particulier (appel sexuel), la présence de ces caractères permettra de les considérer comme reproducteurs, leur absence comme non-reproducteurs. Pour les femelles, il sera généralement nécessaire de les ouvrir, pour établir si les ovaires sont remplis d'ovocytes mûrs et les oviductes élargis, ces caractères désignant les femelles adultes reproductrices. Pour les mâles dépourvus de caractères sexuels secondaires saisonniers ou pour les femelles que l'on ne peut disséquer, le seul critère permettant de les considérer avec certitude comme reproducteurs est l'activité reproductrice elle-même (animaux trouvés en amplexus) ou au moins, pour les espèces chez lesquelles le site de reproduction est distinct de celui où se déroule le reste de la vie active, la présence sur le site de reproduction.

Pour les animaux capturés hors de la période ou du site de reproduction, ou chez les espèces qui se reproduisent à l'endroit même où se déroule l'ensemble de leur vie active, il peut être parfois difficile de classer comme jeunes ou comme adultes non-reproducteurs certains exemplaires de taille moyenne. Il pourra alors être utile de mesurer une série de référence d'adultes reproducteurs et d'établir la taille minimum des adultes des deux sexes, qui sera presque toujours différente, les mâles devenant généralement adultes à une taille plus petite que les femelles. Il sera ensuite possible, même sur le terrain, de classer rapidement comme jeunes les animaux manifestement plus petits que les plus petits adultes (d'un sexe), et comme adultes ceux manifestement plus grands que les plus petits adultes de l'autre sexe. Il suffira alors de mesurer les animaux dont les tailles sont voisines de ces tailles

limites, et éventuellement d'ouvrir ceux dont les tailles sont situées entre celle des plus petits mâles adultes et celle des plus petites femelles adultes. Des procédures de ce type peuvent permettre de gagner du temps et, dans certains cas, d'éviter de tuer inutilement de grands nombres d'animaux.

Le tableau I donne une image d'ensemble de la classification et de la nomenclature des stades de développement proposés ci-dessus. Moyennant quelques modifications mineures, une classification similaire pourrait être employée pour d'autres groupes, tels que les Amphibiens Urodèles ou, pour la période de vie terrestre, les Reptiles.

TABLEAU I

*Nomenclature proposée pour les principaux stades  
de développement des Anoures  
pour les travaux d'écologie et de génétique des populations.*

Œuf (ω)		
Embryon (ε)		
Têtard (têt.)	{	Têtard à branchies externes (têt. br. ext.)
		Têtard sans pattes (têt. 0P ou ZP)
		Têtard à pattes postérieures (têt. 2P ou DP)
		Têtard à quatre pattes (têt. 4P ou QP)
Jeune (j.)	{	Imago (im.)
		Juvénile (juv.)
		Subadulte (sub.)
Adulte (ad.)	{	Reproducteur (♂ ad. r.)
		Non-reproducteur (♂ ad. n. r.)
		Reproductrice (♀ ad. r.)
		Non-reproductrice (♀ ad. n. r.)

## RESUME

L'absence d'une nomenclature généralement acceptée des stades de développement les plus importants à considérer dans les travaux portant sur les populations d'Anoures rend parfois difficiles les comparaisons entre travaux différents. Il est ici suggéré que, dans de telles études, la classification des embryons et des larves selon les fines subdivisions de la vie embryonnaire et larvaire fournies par les tables de développement, ainsi que les estimations plus ou moins approximatives, obtenues par diverses méthodes, de l'âge des animaux après la métamorphose, repré-

sentent souvent des travaux difficiles sinon impossibles à réaliser, et de plus ne présentent pas toujours un intérêt fondamental. Il est en revanche important de différencier les stades qui occupent une place distincte dans le cycle biologique de l'espèce. Ces stades sont brièvement décrits et une nomenclature est proposée. L'attention est notamment attirée sur la nécessité de considérer comme un stade distinct la brève période qui suit la métamorphose ; le terme d'*imago*, employé dans un sens restreint et propre aux Amphibiens, pourrait être retenu pour désigner ce stade.

## SUMMARY

The lack of generally accepted nomenclature for the description of major developmental stages of Anuran Amphibians makes comparisons sometimes difficult. It is suggested that it is unrealistic, and sometimes impossible in field studies, to attempt to classify embryos and tadpoles according to the subdivisions of the published developmental tables, and to use the conventional « aging » techniques after metamorphosis. However it remains essential to identify the most crucial stages in the developmental programme of the species. These stages are briefly described and a new nomenclature is proposed. Attention is drawn to the ecological importance of the brief period following metamorphosis, for which the term of *imago* is suggested.

## BIBLIOGRAPHIE

- DUBOIS, A. (1968). — Sur deux anomalies de la Grenouille verte (*Rana esculenta*). *Bull. Soc. Linn. Lyon*, 37 : 316-320.
- DUBOIS, A. (1974). — Polydactylie massive, associée à la clinodactylie, dans une population de *Rana graeca*. Remarques sur la polydactylie faible et la clinodactylie chez *Bufo bufo*. (Amphibiens, Anoures). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 99 : 505-521, pl. I-II.
- DUBOIS, A. (1976). — Les Grenouilles du sous-genre *Paa* du Népal (famille *Ranidae*, genre *Rana*). *Cah. Nép. Doc.*, 6 : vi + 275 p., 92 fig.
- DUBOIS, A. et FISCHER, J.-L. (1975). — Un Leptodactyle pentadactyle ectrodactyle (Amphibiens, Anoures). *Bull. Soc. Linn. Lyon*, 44 : 111-114.
- DUBOIS, A. et VACHARD, D. (1971 a). — Sur une anomalie pigmentaire de la Grenouille verte (*Rana esculenta*) et de quelques autres Amphibiens Anoures et Urodèles. *Bull. Soc. Linn. Lyon*, 40 : 40-52.
- DUBOIS, A. et VACHARD, D. (1971 b). — Sur l'élevage et la reproduction de quelques Anoures indigènes, et particulièrement *Rana temporaria* et *Bufo bufo*. *C.R. Soc. Herpét. Fr.*, 11-24.
- GOSNER, K.L. (1960). — A simplified table for staging Anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16 : 183-190.
- ROSTAND, J. (1955). — *Les Crapauds, les Grenouilles, et quelques grands problèmes biologiques*. Paris, Gallimard, 215 p., 66 fig.